Bull. Soc. Ecophysiol., 15, 2, 1990, p. 153-160.

EFFETS REMANENTS DE LA SECHERESSE SUR LE PHENOTYPE DE *MERCURIALIS PERENNIS* L., PLANTE VIVACE DES SOUS-BOIS

par

Guy VANNIER

URA 689 CNRS
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Ecologie Générale
4, avenue du Petit Château
91800 Brunoy

Résumé

Dans une charmaie dont le sol brun calcaire (rendzine) est recouvert d'un tapis continu de Mercuriales (*Mercurialis perennis* L., Euphorbiacée dioïque à rhizome), une surface de 5 m^2 a été soumise à un dessèchement progressif par convection forcée pendant quatre mois d'avril à juillet. Après avoir dépassé le point de fanaison (pF 4,2), toutes les Mercuriales étaient nécrosées, puis la parcelle desséchée a été rendue à l'influence directe des conditions climatiques locales.

L'année suivante, lorsque les nouveaux pieds de Mercuriales ont atteint leur maturité au mois de juin, on a comparé le phénotype des individus de l'ancienne parcelle desséchée à ceux d'une parcelle témoin toute proche. Les effets rémanents de la sécheresse se sont traduits par une nette augmentation du nombre des pieds stériles et une importante diminution du nombre des pieds sexués. En outre, la taille moyenne des Mercuriales était plus réduite (15,2 cm) comparée à celle des témoins (20,2 cm).

Mots clés : Euphorbiacées, Mercuriales, sécheresse, remanence, phénotype.

Summary

DROUGHT REMANENT EFFECTS ON THE PHENOTYPE OF *Mercurialis perennis* L. , A PERENNIAL FROM UNDERGROWTHS.

In a hornbeam wood, dog's mercury (*Mercurialis perennis* L. , Euphorbiaceae), a common dioecious, rhizomatous herb is living on a calcareous soil (rendzine). Using a fan installation continuously circulating air above a preselected piece of ground (5 m^2) carpeted with *Mercurialis perennis*, the moisture of soil top layers reached a value far beyond the permanent wilting point (pF 4.2) after sixteen weeks, from April to July, causing the necrosis of the whole shoots.

A year later, in June, the structure of a new population of *Mercurialis perennis* in the former dried plot was approached by counting the numbers and measuring the sizes of male, female and non-flowering shoots (referred as sterile in the text) and compared to a nearby standard population. The remanent effects of the drought resulted in a greater increase in the number of non-flowering shoots, while the number of flowering shoots dramatically dropped. Besides, the mean size of the whole shoots was reduced (15.2 cm) compared to the standard shoots (20.2 cm).

Key words : Euphorbiaceae, dog's mercury, soil dryness, remanence, phenotype.

I- INTRODUCTION

Le but de cet article est de montrer que les relations causales en écologie ne sont pas seulement synchrones et que les effets d'une contrainte sur un organisme vivant peuvent se prolonger au-delà du cycle vital ou végétatif annuel et marquer les individus de la génération suivante dans leur phénotype. On a trop souvent tendance à relier des observations biologiques à des évènements abiotiques concommittants, en oubliant que d'autres évènements d'un passé proche ou plus lointain ont pu agir et laisser des traces rémanentes dans les organismes vivants.

Mercurialis perennis L. (Eurphorbiacée) est une plante herbacée dioïque, à tige souterraine, très commune dans nos forêts européennes et qui affectionne les sols alcalins. Elle nous a fourni l'occasion d'illustrer notre propos sur les effets prolongés d'un facteur climatique majeur, comme la sécheresse, sur les individus du cycle annuel suivant en affectant leur phénotype.

II- MATERIEL ET METHODES

Le site forestier est implanté dans le parc du laboratoire d'Ecologie Générale à Brunoy (Essonne). Il s'agit d'une charmaie (*Carpinus betulus*) installée sur un sol calcaire limono-argileux (rendzine à horizons), recouvert d'un tapis continu de Mercuriales (*Mercurialis perennis*), associées à du lierre (*Hedera helix*).

La contrainte de dessèchement a été entretenue sur le terrain pendant 4 mois (avril à juillet) à l'aide d'un dispositif expérimental à circulation d'air ambiant, identique à celui utilisé dans le cadre d'une opération de séchage d'un sol forestier pour vérifier le concept de disponibilité en eau vis-à-vis des microarthropodes du sol (VANNIER, 1970).

La station expérimentale (Fig. 1) comporte deux parcelles, disposées nord-sud, d'une surface de 5 m² chacune, séparées d'une distance de 2 m, avec approximativement la même densité de Mercuriales (environ 150 pieds par mètre carré). La parcelle desséchée est recouverte d'un tunnel hémi-cylindrique, formé de plaques de rhodoïd transparent soutenues par des arceaux métalliques qui reposent sur le sol. Un ventilateur industriel est raccordé à une extrémité du tunnel et aspire l'air sans augmentation de charge à la vitesse de 4m/s pendant toute la durée de l'expérience (4 mois). La parcelle témoin comprend cinq quadrats dont le périmètre est matérialisé par une clôture dite de bordure.

Comme le montre la Figure 1, la station est équipée de différents appareils de mesures climatiques (thermographes, sondes thermiques, hygrographes, pluviographes et évaporographes) qui sont relevés chaque semaine. L'évolution de l'humidité actuelle du sol est contrôlée dans les deux parcelles avec la même périodicité en pratiquant des prélèvements de terre (3 répétitions) à la sonde pédologique cylindrique à sécateur (VANNIER et ALPERN, 1968), à deux niveaux de profondeur (0-5 cm et -5-10 cm). Les mesures de pF ont

été effectuées à l'aide d'une presse à plaques de céramique pour extraire l'eau capillaire (pF 2,5 = capacité au champ ; pF 4,2 = point de flétrissement permanent) et en réalisant des équilibres d'adsorption au-dessus d'une solution saturée de nitrate de potassium pour atteindre l'eau hygroscopique (pF 5).

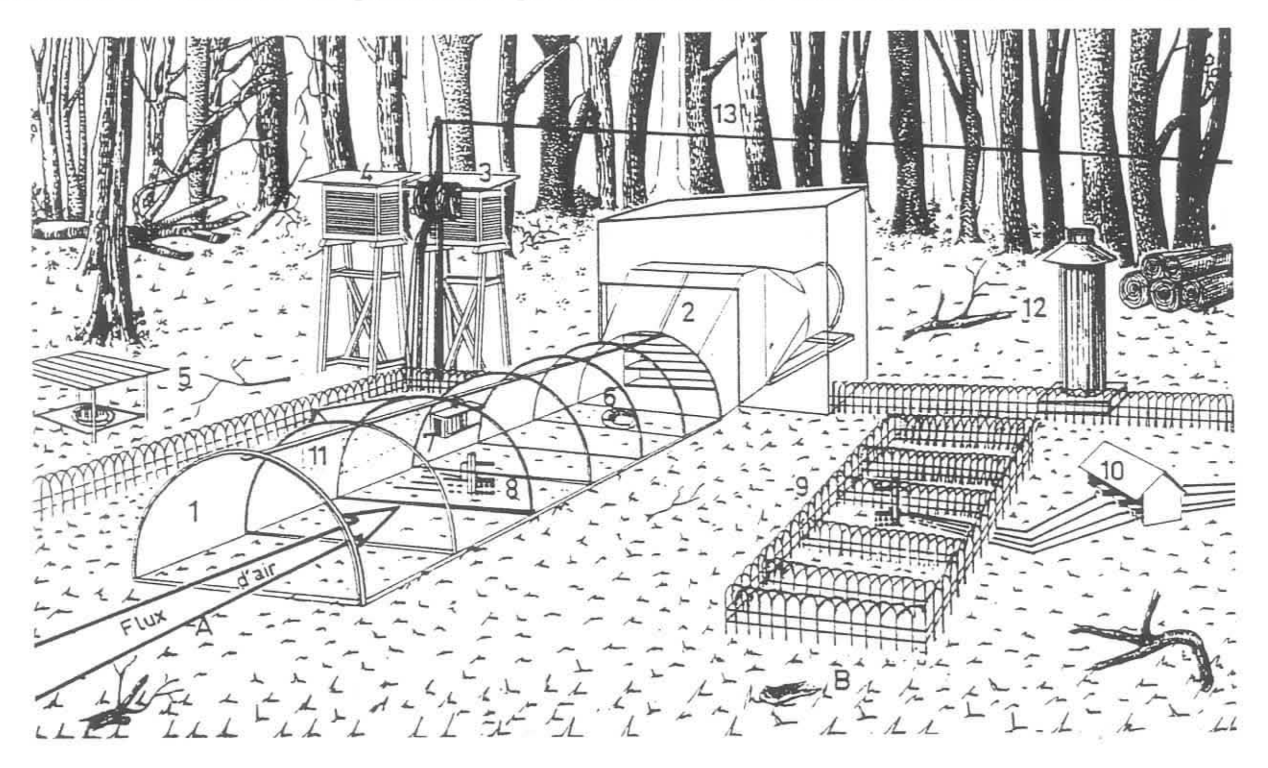


Figure 1.- Dispositif expérimental en convection forcée permettant le dessèchement progressif d'un sol forestier : A, parcelle desséchée (5m2); B, parcelle témoin (5m2). 1, tunnel à éléments rhodoïd amovibles.- 2, soufflerie et registre.- 3, température de l'air sous abri.- 4, hygrométrie de l'air sous abri.- 5 et 6, évaporographes.- 7, hygrographe.- 8 et 9, sondes thermiques.- 10 et 11, boîtes de connexion.- 12, pluviographe.- 13 circuits électriques (alimentation du ventilateur, transmission des mesures de température). d'après VANNIER, 1970.

Trois catégories d'individus sont reconnaissables chez *Mercurialis perennis ;* les pieds mâles portent des fleurs en petits glomérules espacés sur un épi long ; les pieds femelles exhibent des fleurs solitaires, longuement pédicellées, formant des capsules globuleuses hérissées ; les pieds asexués ou stériles avec seulement leur tige dressée à 4 angles, munis de feuilles opposées, d'un vert très sombre, pubescentes, elliptiques-lancéolées, crénelées-dentées, à pétiole court (RAMEAU *et al.* 1989).

III- RESULTATS

1) Evolution du climat pendant l'expérience de dessèchement du sol.

Les précipitations ont été importantes durant les 16 semaines d'expérience : 143,7 litres par mètre carré. Cet apport d'eau atmosphérique n'a cependant pas contrarié le dessèchement progressif du sol sous le tunnel.

L'hygrométrie de l'air a évolué de la même manière sous abri météorologique et à l'intérieur du tunnel ; les courbes moyennnes fluctuaient de 75 à 80% H.R. , avec des pointes de 100% H.R. pendant les nuits.

Les évaporographes ont enregistré une perte de 26,9 litres d'eau par mètre carré dans la parcelle témoin et 126,7 litres d'eau par mètre carré dans la parcelle desséchée, soit une quantité environ 5 fois supérieure sous l'effet de la ventilation.

Le comportement thermique des deux parcelles suscite quelques remarques : toutes les températures moyennes (atmosphériques, édaphiques) ont évolué dans le sens croissant du mois d'avril au mois de juillet : de + 7°C à + 18°C dans l'air et de + 6°C à +15°C dans le sol) ; les écarts thermiques (différence entre maximum et minimum) ont été plus importants dans le sol de la parcelle desséchée (surtout en surface et à -2,5 cm), alors que les températures moyennes étaient identiques dans les deux parcelles.

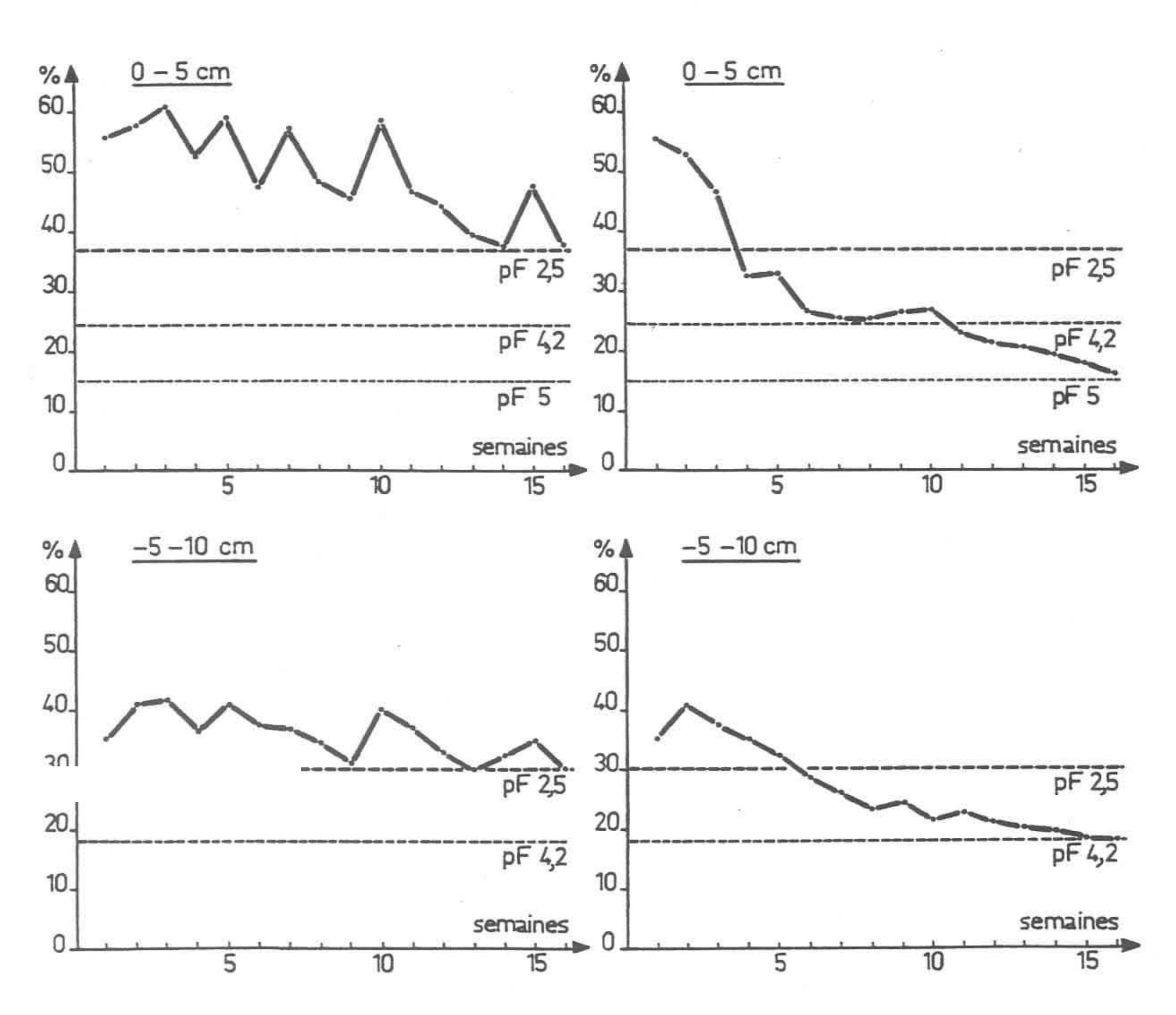


Figure 2. - Evolution de l'humidité actuelle du sol dans les horizons édaphiques 0-5 cm et -5 -10 cm au cours des 16 semaines d'expérience (avril à juillet).

La Figure 2 montre une diminution progressive du taux d'humidité actuelle dans les deux parcelles. Dans la parcelle témoin, cette évolution dégressive correspond à celle que l'on observe normalement dans les sols de nos forêts tempérées à cette époque de l'année ; le taux d'humidité actuelle dans les deux horizons édaphiques prospectés n'a pas franchi la limite du pF 2,5, de sorte que le déficit hydrique est inexistant jusqu'à la fin du mois de juillet. Au contraire, dans la parcelle desséchée, l'horizon édaphique 0-5cm a connu un déficit hydrique important, la courbe des humidités actuelles franchissant successivement la barre du pF 2,5 à la 3ème semaine, puis celle du pF 4,2 à la 11ème semaine et atteignant celle du pF 5 en fin d'expérience ; dans l'horizon édaphique -5-10 cm, le déficit hydrique était moins accusé, puisqu'au terme de l'opération de séchage le taux d'humidité actuelle correspondait à celui du pF 4,2.

A la fin des quatre mois d'expérience, l'installation de dessèchement du sol a été démontée et la parcelle desséchée a été rendue au mois d'Août à l'influence directe des conditions climatiques locales.

2) Comportement de *Mercurialis perennis* sous l'action directe de la sécheresse.

A la fin du mois de mars, au moment de la mise en place de l'installation de dessèchement du sol, les jeunes pieds de Mercuriales émergent du sol et leur taille n'excède pas une dizaine de centimètres. Dans la parcelle témoin, les Mercuriales se sont normalement développées, formant un tapis continu, comme en tous les endroits du sous-bois de la charmaie. Dans la parcelle desséchée, la croissance des Mercuriales s'est bloquée et après 6 semaines d'expérience, les limbes foliaires s'enroulaient sur eux-mêmes en prenant une couleur noirâtre ; à partir de la quinzième semaine tous les pieds de Mercuriales étaient flétris lorsque l'humidité actuelle du sol en profondeur (-5 - 10 cm) a atteint celle du point de fanaison (pF 4,2) ; seul le Lierre conservait un port inchangé semblable à celui rampant sur le sol de la parelle témoin. Après le démontage du dispositif expérimental et malgré la reconstitution des réserves hydriques du sol dans la parcelle desséchée, les Mercuriales flétries n'ont plus retrouvé leur turgescence et tous les pieds étaient nécrosés.

3) Observation du phénotype de *Mercurialis perennis*, une année après l'expérience de dessèchement.

A la fin du printemps de l'année suivante, la végétation herbacée sur l'ancien emplacement de la parcelle dessséchée est réapparue ; les Mercuriales s'y trouvaient en nombre quasi-égal à celui de l'endroit où se tenait la parcelle témoin (140 pieds contre 167 par mètre carré), et au cours du mois de juin, elles formaient un tapis continu dans les deux parcelles, se confondant avec l'ensemble de la strate herbacée de la charmaie.

L'examen de la structure des populations de Mercuriales dans un mètre carré a révélé une différence profonde entre les deux parcelles ; parcelle témoin : pieds stériles = 105, soit 62,9%; pieds mâles = 48, soit 28,7%; pieds femelles = 14, soit 8,4% ; ancienne parcelle desséchée : pieds stériles = 134, soit 95,8% ; pieds mâles = 3, soit 2,1% ; pieds femelles = 3, soit 2,1%.

La répartition de la longueur des tiges (hormis les organes floraux) dans les deux populations, illustrée par l'histogramme de la Figure 3, montre un écart significatif entre les tailles moyennes ; parcelle témoin : 20,2 cm (écart-type 4,3); ancienne parcelle desséchée : 15,2 cm (écart-type = 3,8). Dans la parcelle témoin, la taille moyenne des pieds stériles est de 18,6 cm (écart-type = 3,6), celle des pieds mâles est de 24,0 cm (écart-type = 3,4) et celle des pieds femelles est de 19,7 cm (écart-type = 3,2). Dans l'ancienne parcelle desséchée, la taille moyenne des pieds stériles est de 15,2 cm (écart-type = 3,8), celle des pieds mâles est de 14,7 cm (écart-type = 2,5) et celle des pieds femelles est de 19,0 cm (écart-type = 2,6).

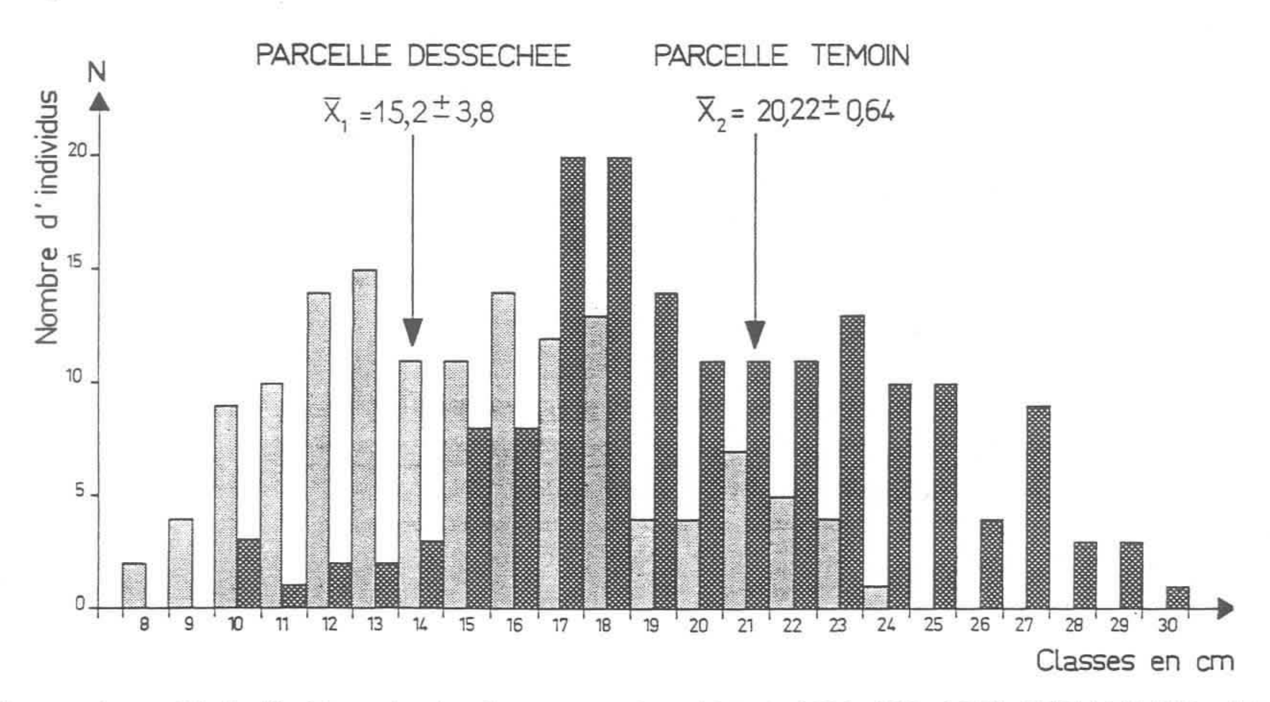


Figure 3. - Distribution de la longueur des tiges dans les deux populations de *Mercurialis perennis*, une année après l'expérience de dessèchement.

IV- CONCLUSION

Nos résultats montrent que la sécheresse non seulement agît directement sur les Mercuriales en provoquant la nécrose des parties aériennes par flétrissement, mais entraîne aussi des modifications du phénotype chez les individus qui réapparaissent l'année suivante : réduction du nombre de pieds sexués et diminution de la longueur des tiges.

Nous devons à J. ESCARRE du Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive (CNRS) à Montpellier un commentaire de spécialiste à la lumière des références bibliographiques qu'il a bien voulu nous confier. Les auteurs anglo-saxons qui ont étudié l'écologie de *Mercurialis perennis* n'ont pas travaillé dans la même optique que la nôtre; ils ont plutôt chercher à établir des relations causales directes entre les facteurs du milieu et la distribution des pieds sexués sur le terrain. Dans un sous-bois du Pays de Galles, COX (1981) a trouvé que les pourcentages de pieds femelles chez une dizaine de populations de Mercuriales, contrairement à celui des pieds mâles, étaient inversement proportionnels au pH du sol et que les pourcentages de pieds stériles étaient plus élevés au fur et à mesure que l'humidité du sol diminuait. Dans 60% de ses relevés, les pieds femelles sont plus abondants que les pieds mâles, mais en valeurs absolues ce sont les pieds mâles qui dominent (222 contre 176).

Les observations de **WADE** *et al.* (I-1981), **WADE** (II et III- 1981), sur une dizaine de sites dans une hêtraie de la région d'Oxford en Grande-Bretagne, ont permis de mieux comprendre la structure des populations de Mercuriales en fonction du couvert forestier ou du facteur luminosité. Dans les trouées, les pieds stériles sont plus abondants (128/m²), puis les pieds mâles (103/m²) et enfin les pieds femelles en nombre très réduit (11/m²) ; sous les arbres, autour des troncs, les pieds stériles sont de loin les plus abondants (122/m²), puis modestement viennent les pieds femelles (39/m²) et les pieds mâles (32/m²). Ces résultats confirment les observations de **MUKERJI** (1936) qui avait montré la préférence des pieds femelles pour les endroits ombragés, alors que les pieds mâles prédominent dans les zones plus éclairées. L'abondance relative des pieds mâles s'expliquerait par leur plus grande compétitivité vis-à-vis des pieds femelles et correspond à ce que nous avons observé dans notre parcelle témoin, située au centre d'une clairière.

Dans notre ancienne parcelle desséchée, le trop grand déséquilibre qui affecte l'abondance des pieds sexués par rapport à celle des pieds stériles ne peut être attribué, comme les travaux de **COX** (1981) le laisseraient supposer, à une disparité naturelle dans la structure des populations de Mercuriales. Notre station a été choisie pour son homogénéité quant au coefficient d'ombrage, le pH, l'humidité du sol, la strate herbacée, la distance entre les arbres, etc ... et nos relevés ont été effectués sur deux surfaces de sol réduites (5 m²) et contigües. Cependant, J. **ESCARRE** note qu'il peut exister une prédation différentielle des insectes herbivores sur les plantes d'un des deux sexes qui pourrait effectivement biaiser les pourcentages annoncés. La probabilité pour qu'un tel évènement se produise précisément sur les cinq quadrats de l'ancienne parcelle desséchée nous paraît négligeable.

L'augmentation du nombre de pieds stériles sous l'effet rémanent de la sécheresse peut aussi trouver une explication plus écophysiologique comme nous l'a aimablement suggérée M. **MOUSSEAU** du laboratoire d'Ecologie Végétale de l'Université de Paris-Sud à Orsay : au cours de l'opération de séchage qui a entraîné l'arrêt de la croissance de tous les pieds de Mercuriales, puis leur nécrose, les rhizomes n'ont pu se constituer des réserves suffisantes de carbone pour les besoins du cycle annuel suivant ; or le coût en carbone pour le développement des organes floraux est important et un déficit carboné a pu entraîner une régression de la sexualisation des pieds de Mercuriales.

La réduction de la taille des pieds de Mercuriales (5 cm en moyenne) sous l'effet prolongé de la sécheresse est une donnée qui n'est pas reprise dans la littérature spécialisée et pourtant elle traduit une inhibition de la croissance de la plante, principalement chez les pieds stériles et chez les pieds mâles. J. **ESCARRE** a surtout remarqué la différence de taille en faveur des pieds mâles dans la parcelle témoin ; cette différence est en faveur des pieds femelles dans l'ancienne parcelle desséchée mais sa signification est mise en doute par le trop petit nombre d'individus observés.

Remerciements

Nous sommes heureux de remercier nos deux collègues botanistes, Marianne MOUSSEAU (Orsay) et José ESCARRE (Montpellier) d'avoir bien voulu nous donner leur point de vue de spécialiste. Nous remercions également Françoise ARPIN pour l'élaboration de nos données numériques et Françoise BERTAY pour la saisie informatique de notre manuscrit, toutes deux membres de l'URA 689 du CNRS à Brunoy.

BIBLIOGRAPHIE

COX, P.L.- 1981 - Niche partitioning between sexes of dioecious plants. **Am. Nat.** (Chicago) : vol. 117, 295-307.

MUKERJI, S.K. - 1936 - Contributions to the autecology of *Mercurialis perennis*. **Journal of Ecology** : 24, 38-91.

RAMEAU, J.C., MANSION, D., DUME, G. - 1989 - **Flore forestière française, I. Plaines et collines** - Institut pour le développement forestier, Ministère de l'agriculture et de la forêt, Paris, 1785 pages.

VANNIER, G., ALPERN, I. - 1968 - Techniques de prélèvements pour l'étude des distributions horizontales et verticales des Microarthropodes du sol. **Rev. Ecol. Biol. Sol** : 5, 2, 225-235.

VANNIER, G. - 1970 - **Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol - Techniques relatives à l'extraction des arthropodes du sol.** Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 319 pages.

WADE, K.M., ARMSTRONG, R.A., WOODELL, S.R.J. - 1981 - Experimental studies on the distribution of the sexes of *Mercurialis perennis* L. I. Field observations and canopy removal experiments. **New Phytol.** : 87, 431-438.

WADE, K.M. - 1981 - Experimental studies on the distribution of the sexes of *Mercurialis perennis* L. II. Transplanted populations under different canopies in the field. **New Phytol.** : 87, 439-446.

WADE, K.M. - 1981 - Experimental studies on the distribution of the sexes of *Mercurialis perennis* L. III. Transplanted populations under light screens. **New Phytol.** : 87, 447-455.